Tome 58, nº 3 — Janvier 1951

Station zoologique de Naples et Institut d'Histologie et d'Embryologie, Ecole de Médecine, Genève.

Etude expérimentale du phénomène de colloïdopexie chez les Actinies (*Cœlenterata*)

par

Anne-Marie DU BOIS

(Avec 1 figure dans le texte et la planche 1.)

TABLE DES MATIÈRES

1. INTRODUCTION

On désigne sous le nom de colloïdopexie ou athrocytose, la faculté que possèdent certaines cellules de l'organisme animal de fixer les substances colloïdales. Au point de vue histologique, la fonction athrocytaire n'est pas l'apanage d'un seul type cellulaire; bien au contraire, un grand nombre de cellules, d'origines fort différentes, éparses dans tout l'organisme fonctionnent comme athrocytes, c'est-à-dire jouissent de la même propriété fonctionnelle de fixer les particules colloïdales et de les emmagasiner dans leur cytoplasme.

C'est chez les animaux supérieurs — plus particulièrement chez les mammifères de laboratoire et chez l'homme — que ce processus physiologique a été le mieux étudié. La fonction athrocytaire y est assumée essentiellement par les éléments du système dit réticulo-endothélial constitué par quatre types cellulaires principaux: les cellules endothéliales des capillaires hépatiques (cellules de von Kupffer), les cellules réticulaires de la rate, des ganglions lymphatiques et de la moelle osseuse, les histiocytes du tissu conjonctif et les monocytes sanguins. Ces éléments dérivent tous embryologiquement du mésenchyme. La plupart des athrocytes du système réticulo-endothélial sont en outre capables de phagocytose, c'est-à-dire de capter des particules beaucoup plus volumineuses telles que des bactéries, des microbes, des débris cellulaires, etc., et constituent un vaste système de défense de l'organisme. A côté des éléments du système réticulo-endothélial proprement dit, certains épithéliums, tel que l'épithélium du tube urinaire, du tube digestif dans certaines conditions expérimentales, voire même l'épiderme (têtard) etc., sont aussi capables de fixer les colloïdes avec lesquels ils entrent en contact.

Les processus de colloïdopexie n'ont pas encore fait l'objet d'une étude systématique chez les vertébrés inférieurs; pour les invertébrés, on est plus mal renseigné encore. On trouve bien, dans la littérature, quelques travaux expérimentaux, basés sur des injections de colorants colloïdaux à des animaux appartenant aux groupes les plus divers des *Achordata*, travaux qui démontrent l'existence de cellules à fonctions athrocytaires chez les invertébrés, mais la variété des techniques et la diversité des espèces

animales utilisées ne permettent guère de tirer des conclusions d'ordre général.

Au cours de ces dernières années, nous avons entrepris l'étude systématique de ces problèmes dans différents embranchements des invertébrés. L'objet du présent travail est d'exposer les résultats que nous avons obtenus chez les Actinies. Il était en effet intéressant de chercher à savoir si des animaux aussi primitifs que les coelentérés, chez lesquels la paroi du corps est constituée essentiellement par un ectoderme et un endoderme, séparés par une lame mésoglique presque acellulaire dont l'origine embryonnaire reste discutée, possèdent des cellules à fonctions athrocytaires, plus ou moins comparables à celles des vertébrés supérieurs.

La partie expérimentale de ce travail a été effectuée à la station zoologique internationale de Naples en octobre 1947. Je tiens à remercier très vivement la commission fédérale de la station zoologique de Naples qui m'a accordé pendant trois semaines la jouissance de la « Table suisse » à la station. Mes remerciements vont également à M. Dohrn, directeur de la station zoologique de Naples et à tous ses collaborateurs, qui m'ont si aimablement reçue et qui ont tout fait pour faciliter mon travail.

2. MORPHOLOGIE ET ANATOMIE
de *Bunodeopsis strumosa* (Andres)

Il était indispensable, pour étudier l'athrocytose chez les actinies, d'utiliser des espèces de petite taille, pouvant facilement être coupées en série. Notre choix a porté sur une petite actinie très commune dans le Golfe de Naples à la fin de l'été, *Bunodeopsis strumosa.* Cette espèce a été signalée pour la première fois par ANDRES (1880) qui en a donné une description succincte, réduite à la morphologie, dans sa monographie « le Attinie », parue en 1884.

Le genre *Bunodeopsis* est peu répandu; nous n'en avons trouvé décrit que deux espèces: *B. strumosa* (Andres) et *B. prehensa* signalé par DUERDEN (1905), vivant en saprophyte sur un crabe *Melia tesselata.* F. PAX (1925) classe le genre *Bunodeopsis* dans la famille des *Boloceroididae*, groupe des *Abasilaria*, tribu des *Acti-*

niae. Selon Andres, *B. strumosa* présente deux variétés distinctes, la variété *badia*, pigmentée, du Golfe de Naples et la variété *cana*, un peu plus petite et totalement dépourvue de pigment, fréquente dans le lac Fusaro, grande lagune salée sur le Golfe de Gaète, au nord du cap de Mycène.

Avant d'aborder la partie expérimentale de ce travail, il est indispensable de donner un aperçu sommaire de la morphologie de *B. strumosa*, variété *badia*, qui nous a servi de matériel. Son anatomie n'offre rien de bien particulier; elle est très voisine de celle de l'actinaire type, de tous les traités de zoologie. Nous n'en décrirons que certains éléments essentiels, indispensables à la compréhension du phénomène de l'athrocytose, et laisserons de côté toutes les particularités morphologiques si importantes pour la systématique (disposition précise des septa d'ordre divers, des sfincters, des tentacules, répartion de la musculature, etc.).

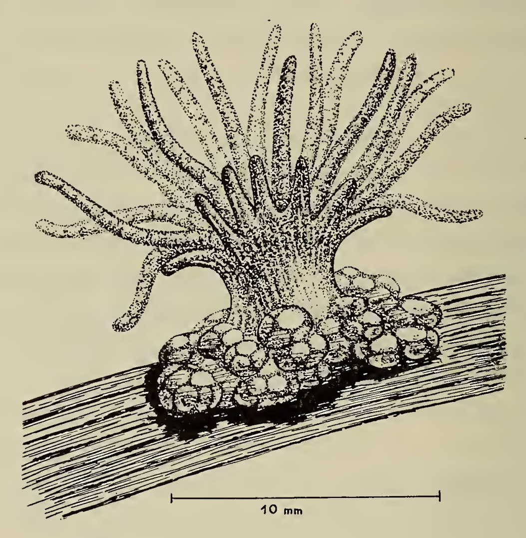


Fig. 1.
Bunodeopsis strumosa variété *badia* (Andres) 35.

Bunodeopsis strumosa (fig. 1) vit sur différentes espèces d'algues en particulier des zoostères. On en trouve en général un assez grand nombre sur la même algue, à la surface de laquelle les animaux sont capables de se déplacer très lentement. Chacune de ces actinies adhère au support par un disque pédieux, large, plus

ou moins lobulé de 8-10 mm. de diamètre. Ce disque est surmonté d'une colonne ou calice qui est à sa base tout à fait irrégulier, distendu et bosselé par des gibbosités de couleur brunâtre, plus ou moins volumineuses et en nombre très variable suivant les individus (leur nombre varie peut-être aussi chez le même individu au cours des processus digestifs). Ces gibbosités creuses sont chacune formée par un diverticule vésiculeux de la cavité du corps dite cavité gastrique; ce sont donc des cavités digestives accessoires. Au-dessus de cette partie basale irrégulière, brunâtre, le corps se prolonge par un calice lisse grisâtre de section ovalaire. En extension, le corps atteint à peu près 6 mm. de hauteur. Les 48 tentacules, inserrés sur le bord du calice, sont disposés en trois cycles: un cycle interne en bordure du péristome, de 12 tentacules longs, flexueux très extensibles, pouvant atteindre 8 mm.; un cycle moyen de 12 tentacules, intercalés entre les premiers et à peu près de la même longueur; un cycle externe de 24 tentacules nettement plus courts, beaucoup moins extensibles et peu mobiles.

Ces dimensions en mm. correspondent à celles des plus gros individus, plus particulièrement des femelles adultes. La taille des mâles adultes est nettement inférieure; le diamètre du disque pédieux atteint à peine 2 mm. chez les individus immatures les plus jeunes, qui viennent d'abandonner la vie pélagique. La bouche s'ouvre au centre du péristome, membrane lisse, légèrement concave, tendue à l'intérieur de la couronne des tentacules; cette bouche a la forme d'un orifice ovalaire, assez allongé, dont le grand axe détermine le plan de symétrie bilatérale de l'animal. L'anatomie interne est relativement simple; la bouche conduit dans un « œsophage », tube assez aplati, qui, au point de vue de sa structure histologique, n'est qu'un prolongement du péristome et qui descend verticalement à l'intérieur de la cavité gastrique et s'arrête brusquement à la hauteur des gibbosités. Ce tube œsophagien ne pend pas librement dans la cavité gastrique, mais il est maintenu en place par 12 septa principaux, cloisons longitudinales minces qui sont attachées d'une part à la face interne du calice, d'autre part à la face externe de l'œsophage; en haut, elles sont soudées sur la face inférieure du péristome, en bas, sur la face interne du pied. Ces septa divisent donc la cavité péri-œsophagienne en 12 logettes disposées en 6 paires symétriques, chaque paire ayant des caractéristiques particulières, utilisées en systématique, mais dont la

description sort des limites de notre sujet. Ces lames septales se prolongent au dessous de la limite inférieure de l'œsophage; dans cette partie profonde le bord interne des septa est libre et leur disposition est moins symétrique que dans la région supérieure parce que le développement des diverticules digestifs accessoires distend irrégulièrement la paroi du calice et déplace plus ou moins la ligne d'attache des septa.

A côté de ces 12 septa principaux, lames plus ou moins rigides, qui fixent l'architecture interne de l'actinie, il existe un grand nombre de septa dits secondaires ou mésentéroïdes. Ce sont des lames longitudinales, disposées par paires, comparables aux septa principaux mais dont le bord interne est libre sur toute son étendue, c'est-à-dire qu'il n'est fixé en aucun point sur l'œsophage.

Les 12 logettes déterminées par les septa principaux ne contiennent pas toutes des mésentéroïdes. Chez la plupart des Actinies, il y a toujours alternance d'une logette étroite dépourvue de mésentéroïdes, et d'une logette plus large qui en possède un nombre variable d'une espèce à l'autre. Chez *Bunodeopsis*, six logettes contiennent des mésentéroïdes qui apparaissent par paires successives au cours du développement, sous forme de bourgeons longitudinaux de la paroi interne du calice. Chez les individus jeunes, il y a donc 6 logettes contenant une première paire de mésentéroïdes formant un premier cycle. Chez les individus plus âgés, il se développe un deuxième cycle, soit une paire de chaque côté de ceux de premier ordre ainsi, à ce stade, chaque logette à mésentéroïdes renferme une paire de mésentéroïdes de premier ordre déjà assez développée, plus deux paires latérales de second ordre encore à l'état de bourgeon. Enfin, une troisième poussée de bourgeons de troisième ordre s'intercale entre ceux déjà existant portant à sept paires le nombre des mésentéroïdes des logettes chez les individus adultes. Les mésentéroïdes du premier et du deuxième cycle sont, chez l'adulte, très développés et forment de longs feuillets sinueux dans la paroi desquels se développent les éléments sexuels, mâles ou femelles suivant le sexe de l'individu. Ces grands mésentéroïdes fertiles sont désignés sous le nom de macromésentéroïdes. Les mésentéroïdes à apparition plus tardive ne se développent pas aussi complètement et, chez l'adulte, ne forment que des feuillets plus ou moins étroits, stériles, auxquels on donne le nom de micromésentéroïdes. Tous ces mésentéroïdes ont une musculature très

développée qui leur permet de se mouvoir latéralement et de s'allonger ou de se raccourcir. De plus, les macromésentéroïdes, comme les septa principaux du reste, portent le long de leur point d'attache sur le calice, un gros muscle longitudinal, qui se prolonge dans la paroi des tentacules, conditionnant la rétraction ou l'allongement de ces organes de préhension. Nous ne pousserons pas plus avant la description morphologique de ces mésentéroïdes; celle-ci n'offre pas d'intérêt direct pour notre travail. Tous les traités de zoologie en donnent des descriptions détaillées: nombre, mode d'apparition, position du muscle longitudinal, description qui joue un rôle de premier plan en systématique.

A côté de *Bunodeopsis strumosa*, nous avons également utilisé pour nos expériences de petits exemplaires immatures d'*Anemonia sulcata*, dont le diamètre du calice ne dépassait pas 2-3 cm., ceci afin de vérifier si les résultats obtenus chez *Bunodeopsis* se retrouvaient semblables dans d'autres groupes d'actinies. L'*Anemonia sulcata* est l'actinie type dont la description morphologique se trouve dans chaque ouvrage de zoologie systématique. Il n'est donc pas nécessaire d'en rappeler ici l'anatomie qui, dans ses grandes lignes, est très voisine de celle de *Bunodeopsis*. Le calice d'*Anemonia sulcata* n'est pas déformé à sa base par des gibbosités et, de ce fait, la disposition des cloisons est plus régulière.

3. TECHNIQUE EXPÉRIMENTALE

Nous avons utilisé, dans nos expériences sur les actinaires, les trois colloïdes, bleu trypan, saccharate de fer et bleu de Prusse colloïdal pour injection, que nous avons systématiquement employés dans nos travaux antérieurs sur la colloïdopexie (Du Bois, 1939, 1942, 1946). Ces trois colloïdes diffèrent par la grosseur de leurs particules, seul caractère qui nous intéresse pour l'étude de l'athrocytose. Les diamètres de ces particules, calculés en Ångströms ont été établis par Gérard et Cordier (1933): les particules de bleu trypan auraient 6,5 Å de diamètre, celles de saccharate de fer 26,4 Å et celles du bleu de Prusse 115,8 Å. Le choix de colloïdes à particules de grandeurs diverses nous a été imposé par le fait que chez certaines espèces animales, telles que l'escargot, par exemple,

(Du Bois, 1942) il existe une « athrocytose élective », certaines cellules fixant exclusivement les colloïdes à petites particules, type bleu trypan, d'autres ne captant que les colloïdes à plus grosses particules. En faisant des injections mixtes de bleu trypan et de bleu de prusse, par exemple, on constate, dans les tissus de l'escargot, un phénomène de sélection des deux colloïdes, les grosses cellules sphériques du tissu conjonctif devenant bleu violacé par accumulation de bleu trypan, les cellules réticulaires du voisinage se colorant en bleu indigo par accumulation de bleu de Prusse. Plus récemment, B. Lison et J. Spulders (1949) utilisant d'autres colloïdes ont également démontré l'existence d'une « colloïdopexie sélective » dans le foie de la grenouille — les cellules endothéliales de cet organe se répartiraient en deux groupes de caractères morphologiques légèrement différents, qui capteraient les uns les colloïdes à grosses particules supérieures à 80 Å, les autres les colloïdes à particules inférieures à 80 Å. L'existence dans certaines espèces animales du phénomène de colloïdopexie élective, nous oblige donc à toujours réaliser des séries parallèles d'expériences en employant dans chaque série un colloïde à particules de grandeur déterminée.

Nous avons utilisé deux techniques expérimentales: la plus simple consistait à disposer des algues supportant une dizaine de *Bunodeopsis* dans un verre contenant l'un des trois colloïdes dilués dans de l'eau de mer à 5 ‰ approximativement, et de fixer les animaux au liquide de Bouin 6 à 24 heures plus tard. Si la chose est aisée avec le bleu trypan, qui reste en suspension colloïdale dans l'eau de mer, il n'en va pas de même avec les colloïdes à plus grosses particules qui, en solution saline, ont une tendance à floculer rapidement, surtout le saccharate de fer, ce qui obligeait à changer fréquemment la solution colloïdale. Les animaux ont bien supporté l'immersion dans le bleu trypan (même à des concentrations allant jusqu'à 20 ‰) et le bleu de Prusse; par contre, le saccharate de fer s'est révélé nettement toxique et les animaux ne pouvaient résister au-delà de 6-8 heures à l'immersion dans ce colloïde. Par cette technique, le colloïde se trouve en contact direct avec l'ectoderme superficiel de l'animal, il pénètre en outre par la bouche, irrigue toute la cavité gastrique, entrant également en contact avec l'endoderme; mais, à première vue, on ne pouvait savoir si les colloïdes traversaient ces deux barrières ectodermique

et endodermique pour atteindre les éléments cellulaires plus profonds et la mésoglie. C'est pour cette raison que nous avons utilisé une seconde technique, celle de l'injection. L'un des trois colloïdes seul ou un mélange de bleu trypan et de bleu de Prusse en solution à 1% ont été directement injectés, à l'aide d'une micropipette, dans la paroi du calice ou dans l'épaisseur du disque pédieux, chez de gros individus de *Bunodeopsis* ou d'*Anemonia* immatures. La région injectée se reconnaît facilement à la traînée persistante bleue ou brune dans le corps de l'animal qui est ensuite remis dans l'eau de mer et fixé au liquide de Bouin 6 à 24 heures après l'injection.

Les individus fixés, emparaffinés et coupés à 10 μ, transversalement ou longitudinalement, ont été montés en série et simplement colorés au rouge pour noyaux pour la recherche des éléments athrocytaires. Pour mettre en évidence le fer dans les coupes des animaux traités par le saccharate de fer, nous avons utilisé la réaction de Tirmann et Schmeltzer. Des colorations plus complètes: Azan, hématoxyline de Heidenhain, coloration nucléaire de Feulgen ou spéciales, mucicarmin, thionine ont également été utilisées pour préciser certains points de la structure histologique.

4. RÉSULTATS HISTOPHYSIOLOGIQUES

Si la micro-anatomie topographique des actinaires a fait l'objet de nombreux travaux de systématique, l'histologie plus précise et la cytologie de ces animaux sont encore mal connues. Les recherches histologiques déjà anciennes de R. et O. Hertwig (1879) et de L. Faurot (1895, 1903, 1907) restent les travaux classiques, cités dans tous les traités fondamentaux de zoologie. Nous n'avons trouvé dans la littérature aucun renseignement histologique sur *Bunodeopsis*. Nous ne comptons pas faire ici l'histologie complète de cette actinaire, nous nous bornerons à la description des principaux types cellulaires en rapport avec les processus athrocytaires. L'étude histologique de *Bunodeopsis* est rendue assez difficile par le fait que toutes les cellules, celles de l'ectoderme comme celles de l'endoderme, sont extrêmement petites (exception faite des

ovocytes). Les cellules sphériques de l'endoderme, par exemple, de beaucoup les plus volumineuses, ont un diamètre qui, après fixation, ne dépasse pas 8 μ. Les autres éléments cellulaires, cellules réticulées, cellules épithéliales, etc., ont un diamètre de l'ordre de 4 μ en moyenne. Chez les individus immatures d'*Anemonia* que nous avons utilisés, les cellules sont légèrement plus grandes, les grosses cellules sphériques endodermiques atteignant 10 μ de diamètre.

A. Cellules athrocytaires de l'ectoderme.

a) *Description histologique.*

La structure et surtout l'épaisseur de l'ectoderme chez *Bunodeopsis* varient suivant les régions du corps de l'animal: disque pédieux, gibbosités, calice, tentacules et péristome. Il est formé, dans ces diverses régions, d'un épithélium superficiel plus ou moins élevé, se continuant par sa partie profonde, en une zone lacunaire qui est attachée sur la lame mésoglique. A la surface des gros tentacules et sur le calice, régions excessivement extensibles, l'épaisseur de l'ectoderme varie énormément tandis que sur le disque pédieux, son épaisseur est beaucoup plus constante et atteint 35 à 40 μ.

L'épithélium ectodermique du disque pédieux est formé de cellules hautes et étroites de 3-4 μ de diamètre, très serrées, avec sériation des noyaux sur 4-5 rangs (Pl. 1, fig. 1). Ces cellules sont munies de longs cils, serrés, assez épais et d'apparence rigide; ils sont fixés sur de gros blépharoblastes, visibles au pôle apical de la cellule sous forme d'une ligne ponctuée noirâtre, nette; cette ciliation conditionne vraisemblablement les mouvements de reptation de l'animal. A leur pôle basal, les cellules épithéliales s'amincissent en de fins filaments fixés sur la lame mésoglique. La partie profonde de l'ectoderme prend ainsi un aspect lacuneux, l'épaisseur de cette couche lacunaire variant suivant l'état d'extension ou de rétraction de l'animal. Disséminées entre les premières cellules, on trouve dans la couche superficielle de l'ectoderme, quelques cellules sensorielles en bâtonnet et de nombreuses cellules glandulaires caliciformes de deux types: les unes sont pourvues d'un calice long et étroit, plus ou moins bourré de fines granulations

ne donnant pas la réaction du mucus par le mucicarmin, tandis que les autres possèdent un calice plus évasé, renfermant des masses spumeuses se colorant vivement par le mucicarmin. La partie profonde, lacunaire, de l'ectoderme, est constituée par des cellules réticulaires allongées, assez étroites, en continuité avec les cellules épithéliales superficielles, avec lesquelles elles forment un réseau syncitial assez dense (Pl. 1, fig. 1). Parmi ces cellules, certaines à noyaux allongés semblent être la portion épithéliale des cellules musculaires dont la sole contractile, très ténue mais très chromatophile, s'appuie sur la lame mésoglique, et donne une apparence striée à la surface de celle-ci (Pl. 1, fig. 1); d'autres cellules réticulaires sont plus volumineuses, à noyau arrondi et à cytoplasme un peu granuleux; ce sont vraisemblablement les cellules nerveuses multipolaires décrites par R. et O. HERTWIG dans d'autres espèces. Les mailles du réseau renferment enfin quelques rares cellules arrondies libres, de 4-5 μ de diamètre, à noyau peu chromatophile, irrégulier, ayant l'allure de cellules migrantes.

Dans les autres régions de l'ectoderme, on retrouve ces types cellulaires quelque peu modifiés. A la surface des gibbosités, l'ectoderme distendu est plus ou moins aminci et les cellules épithéliales deviennent cubiques, voire même aplaties. Leur pôle apical ne porte qu'une armature peu nette de cils beaucoup plus courts et moins serrés. (La coloration à l'azan fait apparaître à leur surface une bordure bleue.) Les cellules glandulaires sont rares, à calice court.

L'ectoderme de la portion lisse du calice et des tentacules possède une structure très analogue et contient de plus des cnidoblastes ou nématocytes, cellules urticantes caractéristiques du sous-embranchement des Cnidaires. *Bunodeopsis* possède les deux types de nématocytes décrits chez les autres espèces d'actinies: les uns, de beaucoup les plus nombreux, sont des cellules étroites de même diamètre que les cellules épithéliales; leur cytoplasme est creusé d'une longue capsule dans laquelle est enroulé en spirale serrée le filament urticant baignant dans le venin; le noyau est complètement refoulé à la base de la cellule. Les nématocytes du second type ont une architecture très comparable, mais ils sont beaucoup plus volumineux. Ils contiennent une grosse capsule ovalaire qui déforme la cellule, la rendant piriforme et le filament est enroulé en spires beaucoup moins serrées. Nous n'entrerons

pas ici dans les détails morphologiques plus précis de ces appareils urticants qui sont décrits dans tous les traités de zoologie. Les cellules urticantes sont très nombreuses dans l'épithélium des tentacules, mais elles ne sont pas, chez *Bunodeopsis*, agglomérées en boutons urticants comme c'est le cas chez d'autres espèces.

Sur le péristome, la couche ectodermique est également formée par un épithélium haut, sérié, cilié, avec une ciliation un peu moins robuste que sur le pied, et de nombreuses cellules secrétantes et urticantes; cet épithélium présente aussi une zone lacunaire profonde contenant les divers types cellulaires décrits plus haut.

Sur le rebord buccal, l'épithélium s'infléchit et se prolonge, sans aucun changement morphologique, dans l'oesophage qui n'est, du point de vue histologique, qu'une invagination du péristome.

b) *Résultats expérimentaux.*

Seules les cellules épithéliales ciliées de l'ectoderme sont capables de capter les particules colloïdales (Pl. 1, fig. 1). Ce processus est surtout accusé dans la région pédieuse, sur les tentacules et plus particulièrement sur le péristome. Cette répartition, qui paraît élective au premier abord, trouve facilement son explication. La floculation plus ou moins rapide des colloïdes dans l'eau de mer dépose les particules ou agrégats colloïdaux sur les algues et sur le fond du bocal sur lesquels rampe l'actinie; la région du disque pédieux est ainsi constamment en contact avec une couche de colloïde plus ou moins floculée. D'autre part, l'agitation continuelle des tentacules crée un tourbillon qui entraîne les particules colloïdales vers l'orifice buccal; ici encore, les particules qui ne pénètrent pas dans l'œsophage tombent sur le péristome où elles sont captées par les cellules épithéliales.

Nous n'avons pas constaté l'existence d'une colloïdopexie élective dans les cellules de l'épithélium ectodermique. Les trois colloïdes utilisés ont été fixés de la même manière et avec la même intensité. Chaque cellule est capable d'absorber une grande quantité de granulations colloïdales qui s'accumulent d'abord au voisinage immédiat du noyau puis remplissent peu à peu toute la cellule, exception faite d'une marge apicale qui en est toujours dépourvue. Lorsque la portion superficielle de la cellule épithéliale est bourrée

de granulations colloïdales, celles-ci sont refoulées en profondeur dans les prolongements filiformes de la partie profonde et peuvent même passer dans les petites cellules réticulaires de la zone lacunaire. Nos expériences ne nous permettent pas de dire si la cellule épithéliale surchargée de granulations colloïdales est capable, au bout d'un certain temps, de s'en débarrasser en les rejetant à l'extérieur, ou si, étant polarisée dans le sens de l'absorbtion seulement, elle les conserve définitivement. Nous avons essayé de remettre dans de l'eau de mer pure des *Bunodeopsis* ayant séjourné 6 à 12 heures dans une solution colloïdale, pour voir si les granulations colloïdales étaient rejetées; mais les animaux sont toujours morts trop rapidement. En aquarium les *Bunodeopsis* ne survivent guère au delà de 48 heures, quelles que soient les conditions.

En résumé, seules les cellules épithéliales les moins différenciées de l'ectoderme jouissent de propriétés athrocytaires. Toutes les cellules différenciées: cellules urticantes, nerveuses, musculaires, n'ont jamais présenté la moindre capacité de fixer les colloïdes.

Parmi les cellules de la couche lacunaire profonde de l'ectoderme, les rares cellules rondes, à allure de cellules migrantes, décrites plus haut, semblaient, à première vue, pouvoir être des athrocytes; mais, ni dans les séries expérimentales où nous avons injecté les colloïdes dans le voisinage de la mésoglie, ni dans les séries expérimentales où les animaux étaient immergés dans les solutions colloïdales, nous n'avons trouvé de ces cellules chargées de granulations colloïdales. La très grande rareté de ces éléments cellulaires ne nous permet pas de trancher définitivement la question, car nous n'en avons jamais rencontré dans le voisinage immédiat d'un point d'injection. D'autres expériences seraient nécessaires pour résoudre ce problème.

B. La mésoglie.

Chez tous les coelentérés, la mésoglie constitue la charpente de l'animal. Elle est formée d'une lame de tissu fibreux ou fibrillaire très pauvre en cellules. Cette lame est plus ou moins épaisse suivant la grandeur de l'espèce considérée et son importance varie, chez le même animal, dans les différentes régions du corps. Elle est recouverte de part et d'autre par l'ectoderme et l'endoderme, excepté dans les septa principaux et les mésentéroïdes où ses deux faces

sont tapissées d'endoderme. Les éléments constitutifs essentiels de la mésoglie sont donc des fibrilles que les auteurs rapprochent des fibrilles collagènes; en effet, nous avons pu les colorer en bleu par l'Azan ou le Mallory, comme les fibrilles collagènes. Ces fibrilles sont groupées en faisceaux parallèles constituant des fibres plus ou moins denses. Chez *Bunodeopsis*, la lame mésoglique est toujours très mince et peu importante. C'est naturellement dans la région du disque pédieux qu'elle atteint son maximum d'épaisseur, soit 10 μ environ. Dans les autres régions, c'est une lame fibrillaire extrêmement ténue et dans les tentacules elle est réduite à quelques fibrilles seulement. Lorsque l'animal est contracté par la fixation, ces fibrilles sont très ondulées; elles doivent être tendues et étirées lorsque l'animal est en extension. Cette lame fibrillaire est à peu près acellulaire et il faut bien chercher pour trouver, çà et là entre les fibrilles, un petit noyau très allongé, peu chromophile, appartenant à une cellule dont on distingue mal le cytoplasme, cellule que les auteurs décrivent comme fibroblaste.

Nous n'avons jamais pu mettre en évidence de processus athrocytaires au niveau de la mésoglie. Nos essais d'injections de colloïdes ont été pratiqués sur des femelles de *Bunodeopsis* et sur de jeunes anémones chez lesquelles la mésoglie est assez développée. Après certaines injections massives au bleu trypan, par exemple, les fibrilles sont bleu-violacé, fortement imprégnées par le colorant, mais sans qu'aucun des éléments cellulaires du voisinage ne manifeste le moindre pouvoir athrocytaire. Ici encore, comme pour les cellules migrantes de l'ectoderme citées plus haut, il faudrait reprendre la technique des injections sur des espèces d'actinaires beaucoup plus grandes pour pouvoir résoudre la question.

C. Les cellules athrocytaires de l'endoderme.

a) *Description histologique de l'endoderme en général.*

L'endoderme est essentiellement constitué par un réseau cellulaire lâche renfermant dans ses mailles de grosses cellules sphériques. Ces dernières ont 8 μ de diamètre et sont de beaucoup les plus grosses cellules de l'organisme de *Bunodeopsis* (chez *Anemonia*, elles atteignent 10-11 μ de diamètre). Leur cytoplasme renferme de nombreuses vacuoles de grandeurs variables et des granulations

pigmentées en brun-orange plus ou moins foncé. Le noyau, petit, presque toujours accolé à une grosse vésicule, s'incurve souvent un peu à la surface de celle-ci. La membrane nucléaire est nette et le matériel chromatique est constamment représenté par une quinzaine de corpuscules ovalaires, régulièrement disposés (Pl. 1, fig. 2). Ce noyau donne à première vue, la curieuse impression de chromosomes en perpétuelle métaphase, à l'intérieur d'une membrane nucléaire parfaitement dessinée. Ces granulations se colorent intensément par l'hématoxyline et donnent une réaction de Feulgen très positive, révélant ainsi l'existence d'acide thymonucléique dans leur constitution [1].

Ces cellules à pigment vacuolisées, ont tout à fait l'apparence de cellules digestives et le pigment qu'elles renferment serait à rapprocher des pigments digestifs. On les trouve partout dans l'endoderme, mais elles sont plus ou moins nombreuses suivant les régions. Dans les tentacules, elles sont disposées en une ou deux couches seulement, tandis que dans l'endoderme des gibbosités et à la base des septa, elles sont entassées sur six ou sept rangs et plus: c'est leur accumulation dans ces régions qui confère aux gibbosités leur coloration brunâtre caractéristique. Ces cellules sont contenues dans les mailles d'un réseau irrégulier à petits noyaux ovalaires dont les éléments superficiels forment un revêtement épithélial continu (Pl., 1 fig. 2). Il est difficile, à première vue, de dire si ce dernier est cellulaire ou s'il s'agit d'un dispositif plasmodial. Dans la zone superficielle, on croit deviner parfois des limites cellulaires, mais elles sont toujours peu nettes. Chez *Bunodeopsis* et chez les jeunes anémones que nous avons étudiées, nous n'avons pas trouvé de ciliation superficielle à la surface de l'endoderme, alors que Pax, dans l'article qu'il consacre aux Actinaires dans le traité de zoologie de Kuckenthal, décrit l'endoderme des actinaires comme étant cilié; nous n'avons pas non plus trouvé de cellules glandulaires ni de cellules sensorielles au niveau de l'endoderme. Dans sa partie profonde, le réseau endodermique est attaché par des prolongements protoplasmiques, sur la lame mésoglique et forme, ici encore, une zone lacunaire moins développée, toutefois, que la zone lacunaire ectodermique et qui ne semble pas contenir d'éléments

[1] Il est curieux de constater que ces cellules sphériques sont en général considérées, dans les schémas de l'endoderme figurés dans les traités de zoologie comme des noyaux des cellules endodermiques.

cellulaires libres comparables aux cellules « migrantes » décrites du côté ectodermique.

b) *Résultats expérimentaux.*

Lorsque les colorants colloïdaux ayant pénétré par la voie buccale, entrent en contact avec l'endoderme dans n'importe quelle région de la cavité gastrique, ils sont immédiatement captés par les éléments du réseau endodermique (Pl. 1, fi. 2), tandis que les grosses cellules sphériques à pigment n'en fixent jamais. Les processus athrocytaires varient quelque peu selon la nature du colloïde utilisé. Dans le cas du bleu de Prusse, le colorant s'accumule dans les cellules sous forme de fines granulations, tandis que le bleu trypan et le saccharate de fer tendent à se concentrer sous forme de petits floculats. Si la quantité de colloïde captée est grande, les cellules sont bourrées de granulations et prennent une forme irrégulièrement bosselée. Ce fait semble démontrer que le réseau endodermique qui paraissait à première vue plasmodial, doit être de structure cellulaire, à la surface tout au moins, car si tel n'était pas le cas, on devrait vraisemblablement avoir une répartition plus uniforme du colloïde dans tout le réseau. Ces processus athrocytaires peuvent être constatés dans toutes les régions de l'endoderme; intérieur des gibbosités et des tentacules, partie interne du calice, région pédieuse ou péristome, sur les faces latérales des septa et des mésentéroïdes.

c) *L'endoderme des mésentéroïdes.*

Il existe cependant une région où les phénomènes de colloïdopexie sont plus particulièrement actifs, à savoir près du bord libre des mésentéroïdes. Au point de vue histologique, chaque mésentéroïde, qu'il soit macro- ou micromésentéroïde, est constitué par une lame mésoglique recouverte de part et d'autre d'endoderme. Cet endoderme contient, dans sa partie profonde; d'une part, de nombreuses cellules musculaires, disposées plus ou moins transversalement, assurant les mouvements propres du mésentéroïde et, le long de sa ligne d'attache sur le calice, d'autre part, un gros muscle longitudinal qui se prolonge dans l'un des tentacules en formant le muscle rétracteur de ce dernier. Les petits mésentéroïdes stériles ne possèdent pas ce muscle longitudinal. Dans les mésentéroïdes fertiles, les éléments sexuels mâles ou femelles se développent dans la partie lacunaire de l'endoderme aux dépens des cellules

profondes du réseau endodermique, dans une zone située immédiatement en avant du muscle rétracteur du tentacule. Dans cette région gonadique, le mésentéroïde devient très épais et déformé, chez la femelle surtout, par la présence de nombreux ovocytes à différents degrés de maturité; les cellules sphériques digestives y font défaut.

Le bord libre des mésentéroïdes, qu'ils soient fertiles ou stériles, possède une architecture tout à fait particulière. Il est élargi et découpé par deux profondes incisures longitudinales qui, sur coupe transversale, donnent à ce bord une apparence trifoliée (Pl. 1, fig. 3). A ce niveau, la lame mésoglique du mésentéroïde devient trifide, chacune de ses ramifications constituant la charpente de l'un de ces trois plis. Ce triple repli a reçu le nom d'ourlet ou de filament marginal. Dans les petits mésentéroïdes abortifs, cet aspect trifide n'est pas toujours réalisé, l'ourlet peut être bifide ou simple. La partie inférieure libre des septa principaux est également ourlée d'un filament marginal de même structure. Le sommet du pli est recouvert d'un épithélium haut, sérié, cilié, riche en cnidoblastes et en cellules glandulaires, morphologiquement identique à l'épithélium ectodermique du péristome ou de l'œsophage (Pl. 1, fig. 3). Sur les septa principaux, cette bordure épithéliale d'apparence ectodermique peut s'expliquer par le fait que la portion libre du septa est en continuité directe avec l'épithélium de l'œsophage. Sur les mésentéroïdes, qui apparaissent comme de petits bourgeons longitudinaux de la face intérieure du calice, l'origine de cet épithélium d'apparence ectodermique pose un problème difficile à résoudre.

La région endodermique qui fait immédiatement suite à l'épithélium de type ectodermique du sommet de l'ourlet est de beaucoup la plus intéressante (Pl. 1, fig. 3 et 4). Le réseau endodermique y présente un aspect particulièrement lacuneux mais ne contient que peu de cellules sphériques à pigment typiques. On y trouve, par contre, de nombreuses cellules qui paraissent être des formes jeunes, immatures, des cellules à pigment. Ces cellules sont plus ou moins arrondies, de taille variable, les plus grosses, de 6-7 μ de diamètre, contenant quelques vacuoles, voire même un peu de pigment; leur noyau ne présente pas les caractéristiques si spéciales des cellules à pigment adultes, mais sont comparables à ceux des cellules réticulaires. Nous n'avons jamais constaté de phénomènes

de divisions cellulaires mitotiques ou amitotiques dans cette région, qui nous semble cependant devoir être interprétée comme une zone néogène de formation des cellules à pigment.

d) *L'athrocytose expérimentale dans la zone néogène des mésentéroïdes.*

C'est dans cette région que les processus de colloïdopexie sont les plus intenses. Lorsqu'une grande quantité de colloïde a pénétré par voie buccale dans la cavité gastrique, on repère, sur coupe, exactement l'étendue de la zone néogène, au faible grossissement déjà, toute la région située immédiatement en arrière de l'ourlet marginal apparaisant cravatée d'une large bande bleue (Pl. 1, fig. 3 et 4). Toutes les cellules qui constituent l'endoderme de la zone néogène sont des athrocytes extrêmement actifs: les cellules de revêtement bordant la cavité gastrique comme les cellules réticulaires et les cellules arrondies plus ou moins volumineuses de la couche lacunaire. Mais ce sont surtout les cellules sphériques jeunes et même celles qui contiennent déjà des traces de pigment qui captent les colloïdes avec le plus d'activité et elles apparaissent sur coupes comme des sphérules bleues (Pl. 1, fig. 4).

On peut émettre plusieurs hypothèses pour tenter d'expliquer cette localisation particulière du processus d'athrocytose. Tout d'abord, la position anatomique des septa et des mésentéroïdes: tout le colorant pénétrant par voie orale doit fatalement immédiatement imbiber le bord libre des cloisons septales et des mésenrétoïdes et il n'est pas étonnant que la première étape de la colloïdopexie se fasse à ce niveau. Cependant, fait curieux, nous n'avons jamais observé d'athrocytose dans l'épithélium prismatique, sérié, cilié, ourlant les filaments marginaux sur lesquels doivent tomber en premier lieu les granulations colloïdales, or cet épithélium est morphologiquement analogue à celui à propriétés athrocytaires si accusées du péristome. Cela est peut-être dû au fait que l'épithélium de l'ourlet marginal, très riche en cellules glandulaires et en cnidoblastes, contient relativement peu de cellules épithéliales banales. Entre les décharges des nématocytes et la secrétion glandulaire active, les rares cellules épithéliales n'ont peut-être pas grande chance d'exercer leurs propriétés athrocytaires.

Il semble donc que, en dehors de toute question de position anatomique, cette région à caractère néogène des mésentéroïdes soit une région élective pour le processus d'athrocytose. Nous avons constaté

ce fait aussi bien chez *Bunodeopsis* que chez *Anemonia sulcata*; dans cette dernière espèce, les mésentéroïdes étant de plus grande taille, les images sont encore plus démonstratives. Dans cette zone néogène, ce sont les cellules sphériques digestives jeunes à tous les stades de leur évolution qui jouissent des propriétés athrocytaires les plus accusées; elles sont toutes capables d'emmagasiner d'étonnantes quantités de colloïdes. Pour arriver dans la zone lacunaire profonde qui renferme ces athrocytes actifs, les colloïdes doivent traverser le revêtement superficiel banal commun à tout l'endoderme et le passage des colloïdes à travers ces cellules doit aussi être particulièrement actif et rapide, car en effet, ces cellules de revêtement ne contiennent jamais de très grandes quantités de colloïdes, elles ne sont pas bourrées de granulations et donnent l'impression de ne pas accumuler les colloïdes mais simplement de les capter et de les faire passer dans la profondeur aux athrocytes actifs de la zone lacuneuse à caractère plus particulièrement néogène. L'étendue de cette zone néogène dans chaque mésentéroïde est toujours fort limitée et ne dépasse guère 100 à 120 μ de longueur. Dès qu'on en sort, on retrouve sur chaque face latérale du mésentéroïde la structure banale de l'endoderme riche en grosses cellules digestives parfaites et où les processus athrocytaires sont comparables à ceux décrits pour l'endoderme en général.

5. DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

Il ressort de nos expériences que, chez les actinies *(Coelenterata Hexacoralliae)* les processus de colloïdopexie sont très actifs. Cette fonction physiologique est l'apanage des cellules les moins différenciées, tant dans l'ectoderme que dans l'endoderme. Les seules cellules athrocytaires de l'ectoderme sont les cellules épithéliales banales, à potentialités probablement multiples. Les cellules ectodermiques hautement différenciées, à fonction spécialisée: cellules glandulaires, cnidoblastes, cellules nerveuses, cellules musculaires, sont incapables de capter les colloïdes. Parmi tous les éléments cellulaires ectodermiques, les cellules épithéliales banales représentent vraisemblablement les cellules souches, capables d'assurer constamment le remplacement des cellules spécialisées

vieillies. C'est leur évolution dans le sens cnidoblaste qui doit être la plus active puisque l'on admet généralement qu'un nématocyte ayant déchargé son filament est incapable de refermer son appareil urticant et que la cellule tout entière est plus ou moins rapidement éliminée.

De même dans l'endoderme, les seules cellules athrocytaires (en dehors de la zone néogène des mésentéroïdes) sont les cellules peu différenciées du réseau endodermique, tandis que les grosses cellules rondes à pigment qui, avec leurs nombreuses vacuoles, semblent bien être affectées aux fonctions digestives, ne manifestent jamais de propriétés athrocytaires.

Nous n'avons pas, au cours de nos expériences, mis en évidence des phénomènes d'athrocytose élective, comparables à ceux signalés chez l'escargot (Du Bois, 1942) ou chez la grenouille (Lison et Smulders, 1949). Les cellules épithéliales ectodermiques comme les athrocytes endodermiques ont fixé indifféremment et avec la même intensité les trois colloïdes. Toutefois, il existe une différence dans le mode d'emmagasinage de ces colloïdes dans le cytoplasme des cellules athrocytaires endodermiques puisque, comme nous l'avons signalé plus haut, le bleu de Prusse est fixé sous forme de très fines granulations, le saccharate de fer flocule en très petits agrégats tandis que les floculats de bleu trypan forment des masses plus volumineuses. Nous avions déjà constaté le même fait chez l'escargot (Du Bois, 1942) et de nombreux auteurs ont signalé cette floculation caractéristique du bleu trypan dans les cellules athrocytaires. L'explication de cette différence dans le mode de fixer les trois colloïdes utilisés doit probablement être recherchée dans la nature chimique ou physique des colloïdes eux-mêmes.

Enfin, il est remarquable de constater que, chez les actinies, il existe déjà des territoires anatomiques bien définis, où semble se concentrer l'activité athrocytaire. Chacun de ces territoires correspond très exactement à la zone néogène qui existe dans chaque mésentéroïde, si abortif soit-il, directement au-dessous de l'ourlet marginal, zone qui possède un métabolisme très actif et assure normalement la formation continuelle de nouvelles cellules digestives à pigment. Dès qu'un colloïde d'origine exogène pénètre dans la cavité générale, il doit être amené par le mouvement ondulatoire propre des filaments marginaux, au contact de la zone néogène. Tous les éléments qui la constituent, les cellules réticu-

laires souches comme les cellules arrondies plus ou moins volumineuses, en train de se différencier en cellules à pigment, sont capables d'interrompre brusquement leur évolution normale pour se transformer en athrocytes.

Nous n'avons jamais pu mettre en évidence des processus de colloïdopexie au niveau des rares éléments cellulaires de la mésoglie considérée généralement comme l'équivalent du mésoderme des autres animaux. La mésoglie, essentiellement constituée par un appareil fibrillaire rigide de soutien, extrêmement pauvre en cellules, est certainement un territoire à métabolisme peu actif, sauf peut-être dans les régions sous-musculaires. Dans les conditions physiologiques normales, des colloïdes d'origine exogène ne peuvent l'atteindre, puisque l'ectoderme et l'endoderme qui recouvrent de part et d'autre la lame mésoglique opposent une barrière infranchissable au passage des particules colloïdales. Il est dès lors facile de concevoir que les très rares cellules de la mésoglie ne soient pas des athrocytes.

Il ressort de notre étude que, chez des animaux aussi primitifs que les actinies, le processus physiologique de l'athrocytose est déjà réalisé et fonctionne comme chez les animaux supérieurs. Des cellules très diverses: cellules épithéliales, cellules réticulaires, cellules digestives jeunes en voie de différenciation, sont capables de se transformer en athrocytes dès qu'elles se trouvent en contact avec des colloïdes d'origine exogène. Le fait qu'il existe chez les actinies des régions anatomiquement bien définies où les fonctions athrocytaires sont spécialement actives — zone néogène des mésentéroïdes — offre un intérêt tout particulier et permet de faire certains rapprochements avec le système réticulo-endothélial des vertébrés. La zone néogène des mésentéroïdes, considérée d'un point de vue purement morphologique, a bien des traits communs avec un tissu réticulaire, tel que la moelle oseuse ou le tissu lymphatique d'un ganglion, par exemple, à savoir: un réseau cellulaire à éléments peu différenciés, à potentialités multiples, à fonctions athrocytaires fort actives, refermant dans ses mailles les cellules qui en dérivent à divers degrés de leur évolution. Il est intéressant de constater que la fonction athrocytaire semble être souvent liée, même chez les animaux les plus inférieurs, à une structure réticulaire.

6. RÉSUMÉ

Chez les actinaires, des processus d'athrocytose comparables à ceux connus chez les animaux supérieurs ont été mis en évidence. Ces fonctions athrocytaires sont assumées dans les deux espèces étudiées: *Bunodeopsis strumosa* et *Anemonia sulcata*, par les cellules les moins différenciées de l'ectoderme et de l'endoderme. Toutes les fois que l'ectoderme se trouve, dans n'importe quelle région du corps, au contact d'un colloïde, les cellules épithéliales ciliées, qui forment la majorité des éléments de revêtement ectodermique, captent énergiquement les particules colloïdales. Les cellules différenciées à fonctions spécialisées: cnidoblastes, cellules glandulaires, nerveuses ou musculaires, sont incapables de colloïdopexie. Si un colloïde est introduit par voie orale dans la cavité générale, les granulations colloïdales sont énergiquement fixées par les cellules endodermiques les moins différenciées; ces cellules forment un vaste réseau à mailles plus ou moins lâches, dans lesquelles se logent les cellules digestives sphériques à pigment, éléments hautement différenciés qui ne manifestent jamais de propriétés athrocytaires. Dans les deux espèces d'actinaires étudiées, il existe, dans chaque mésentéroïde, une zone où les phénomènes athrocytaires sont particulièrement intenses. Cette bande longitudinale, située directement en arrière de l'ourlet marginal, délimitant le bord libre du mésentéroïde, est une région de l'endoderme à fonctions néogènes dans laquelle se différencient les grosses cellules digestives endodermiques. Elle est constituée par un réseau assez lâche de cellules réticulaires dans les mailles duquel on trouve des cellules sphériques libres à divers degrés de leur transformation en cellules digestives. Dans cette région, toutes les cellules qui ne contiennent pas encore de pigment jouissent de propriétés athrocytaires très marquées et fixent énergiquement tous les colloïdes d'origine exogène.

Chez les actinaires, il n'y a pas de colloïdopexie sélective, tous les athrocytes fixant indifféremment les colloïdes à très petites particules (bleu trypan, diamètre des particules 6,5 Å) ou à particules de plus gros diamètre (saccharate de fer, 24,6 Å et bleu de Prusse, 115,8 Å).

Dans la zone néogène endodermique cependant, les athrocytes n'emmagasinent pas les trois colloïdes sous la même forme. Le bleu trypan flocule à l'intérieur du cytoplasme en gros agrégats qui donnent à la cellule athrocytaire un aspect muriforme caractéristique, tandis que le bleu de Prusse imprègne uniformément tout le cytoplasme. Le saccharate de fer flocule en petits agrégats et confère à la cellule un aspect finement granulaire.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1884. ANDRES, A. *Le Attinie.* Atti R. Accad. dei Lincei serie III, vol. 14.

1942. DU BOIS, A.-M. *Contribution à l'étude de la colloïdopexie chez l'escargot.* C. R. Soc. physique et Hist. nat., vol. 59, pp. 41-45, Genève.

1942. —— *Colloïdopexie élective des cellules conjonctives de l'escargot.* Revue Suisse de Zoologie, Vol. 49, pp. 190-193.

1946. —— *Athrocytose et transfert des colorants colloïdaux et du pigment chez l'embryon et le têtard de grenouille.* Rev. suisse de Zool., vol. 53, pp. 1-31.

1905. DUERDEN, J. E. *On the habits and reactions of crabs bearing Actinians in their claws.* Proc. Zool. soc., 1905. London.

1895. FAUROT, L. *Etudes sur l'anatomie, l'histologie et le développement des Actinies.* Arch. Zool. exp. et gén. Série 3. Vol. 3.

1903. —— *Développement du pharynx, des couples et des paires de cloisons chez les Hexactinies.* Arch. Zool. exp. et gén. Série 4, Vol. 1.

1907. —— *Nouvelles recherches sur le développement du pharynx et des cloisons chez les Hexactinies.* Arch. Zool. exp. et gén. Série 4, Vol. 6.

1934. GÉRARD, P. et. CORDIER, R. *Sur le rapport existant entre le maximum d'athrocytose et la dimension des particules résorbées dans les néphrons ouverts.* C. R. soc. biol. Vol. 115, pp. 199-202.

1879. HERTWIG, R. et O. *Die Actinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtung des Nervensystems untersucht.* Jenaische Zeitsch. f. Naturwiss. Bd. 13.

1949. LISON, L. et SMULDERS, J. *Les éléments discriminants du système R. E. chez la grenouille.* C. R. soc. biol. Vol. 143, pp. 573-575.

1925. PAX, F. *Hexacoraillia.* Ds. Handbuch der Zoologie. W. Kückenthal et Th. Krumbach. Vol. 1. 1923/25. Gruyter et Co., Berlin, pp. 770-901.